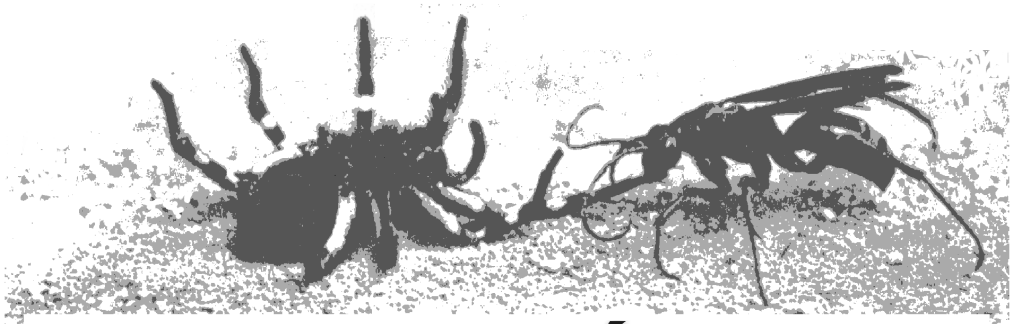
Divulgación

Cada generación tiene la obligación de formar a la siguiente
ORTEGA Y GASSET



LOS POMPÍLIDOS:
un exitoso ejemplo de predoparasitismo

David de la Fuente Coello

Ingeniero de Montes.
Camino de los Mesoncillos nº21. Alcobendas (28109). Madrid
othello2@teleline.es

Resumen:
En este artículo se describe la particular biología de la familia Pompilidae, que hace de ella una de las más interesantes del orden de los himenópteros (Hymenoptera). Se trata de un grupo avanzado de aculeados que presenta una acusada estenofagia centrada en las arañas, sobre las cuales preda y a las que parasita en el marco de una relación interespecífica calificada como predoparasitismo.

Los pompílidos son, por lo tanto, parásitos de las arañas, a las que dan caza con extrema habilidad para, posteriormente, anestesiarlas y depositar sobre su cuerpo un único huevo que se desarrollará a costa de la vida del huésped. La biología de la mayor parte de las especies paleárticas de esta familia conlleva un transporte del huésped hasta una cavidad u oquedad naturales o hasta una madriguera o, incluso, una celda de barro construida *ad hoc* por la hembra.

Dentro del grupo algunos géneros se separan del resto por presentar un singular comportamiento que les ha valido el calificativo de cleptoparásitos de otros pompílidos. Estos géneros parasitan los huéspedes de otros géneros. Para ello eliminan el huevo parásito, lo que les permite, finalmente, tomar posesión absoluta de la presa.

Palabras clave: Pompilidae, avispas arañeras, parasitismo, predación, cleptoparasitismo, predoparasitismo, arañas.

Versión en color de las fotografías en: http://entomologia.rediris.es/gia/RIA1

Introducción

La singular biología que caracteriza a esta familia de avispas, hace de ella una de las más sorprendentes e interesantes dentro de los Hymenoptera. Conocidos como "avispas arañeras", los pompílidos son un grupo parasítico altamente especializado en la captura de arañas, a las cuales paralizan y arrastran hasta su nido, frecuentemente excavado en un terreno arenoso, donde las presas son, aún vivas, encerradas y utilizadas como despensa alimenticia para su larva. Muchos de los aspectos de la biología de este taxon permanecen aún ocultos a los ojos de la ciencia, lo que probablemente aumenta el interés de esta familia eminentemente tropical, pero con una importante representación en nuestras latitudes.

La familia Pompilidae

Los pompílidos son un grupo de himenópteros apócritas avanzados pertenecientes al grupo Aculeata, que se caracterizan por hembras que presentan un aguijón corto y lacerante empleado para paralizar a sus presas, servido por una desarrollada y diversificada musculatura que lo convierte, junto con las glándulas de veneno que se abren en su base, en un efectivo órgano de ataque y defensa. Son himenópteros de tamaño medio y coloración sombría, generalmente negros y de alas frecuentemente ahumadas. Poseen además un aspecto característico debido al brillo aterciopelado que presenta su cuerpo, y que no es debido, como cabría pensar, a su pilosidad corporal, pues en realidad carecen de ella o es extraordinariamente corta y aplicada al cuerpo.

La familia comprende entre 4.000 y 5.000 especies en el ámbito mundial y se encuentra especialmente diversificada en la región intertropical. Tan solo unas 400 especies (pertenecientes a unos 50-60 géneros) se distribuyen por la región Paleártica.

Se trata, por tanto, de un grupo relativamente amplio en cuanto a especies, pero de morfología y costumbres con una marcada uniformidad. Precisamente una de esas pautas relativamente constantes en su comportamiento les ha valido el apelativo de *"avispas arañeras"* debido a su acusada estenofagia centrada en este primitivo grupo de predadores terrestres sobre el que, a su vez, predan y parasitan en el marco de una relación interespecífica. También son conocidas vulgarmente como *"avispas neuróticas"* apelando a su extrema y agitada actividad y a sus capacidades corredoras, cualidades éstas que permiten reconocer fácilmente a las hembras de esta familia durante sus cacerías por el incesante movimiento vibrátil de sus alas y antenas.

El nombre de la familia ha sido objeto de una cierta controversia a lo largo del último siglo. El término 'Pompilidae' fue impugnado por Fox en 1901 debido a la preexistencia del género *Pompilus* en la clase Cephalopoda. De entre las diversas alternativas, se validó Psammocharidae (Banks, 1910) y fue utilizada en prácticamente todos los trabajos serios y documentados sobre este grupo de himenópteros durante las primeras décadas del siglo. Sin embargo, el nombre fue nuevamente sinonimizado por la Comisión Internacional de Nomenclatura Zoológica (ICZN) en 1945, que decidió adoptar, en lo sucesivo, el nombre original: Pompilidae.

Fig. 1. Pompílido predando sobre *Pirata tenuitarsis* Simon 1876.

Generalidades y evolución

Los pompílidos son parásitos de arañas, a las que persiguen y dan caza con extrema habilidad y valentía, pues no en vano sus presas son, a su vez, expertos predadores provistos de poderosas armas llamadas quelíceros, y de glándulas venenosas, capaces de invertir los papeles de predador-presa a la menor oportunidad. De este modo, las arañas se erigen como peligrosos adversarios, a los cuales el pompílido debe superar en destreza y velocidad para evitar sus mortíferas defensas al mismo tiempo que consigue aproximarse lo suficiente para inocular su eficaz veneno anquilosante.

Parece que la evolución de la morfología y el comportamiento de los Pompilidae, tuvo un pronto desarrollo basado en una exitosa combinación de caracteres —largas patas traseras y grandes capacidades corredoras, extrema agilidad y una actividad confinada a los periodos más calurosos del día, que elevan la tasa respiratoria mejorando así su actividad. Estos aspectos contrastan con los atributos de las arañas, que pueden permanecer activas en días nublados y, de hecho, frecuentemente rehuyen el sol directo y muestran hábitos crepusculares o nocturnos. Además, dependen de estrategias de caza basadas no tanto en la agilidad y rapidez como en la sorpresa y la inmovilidad, así como en distintos tipos de trampas, técnicas éstas muy distintas de las empleadas por los pompílidos.

Los antepasados de esta familia de avispas predadoras probablemente se encuentren entre los primeros taxones segregados del tronco de los Aculeata; no obstante, el legado fósil existente no permite, por ahora, confirmar este hecho. Los primeros registros fósiles de Pompilidae se encuentran en forma de incrustaciones en ámbar del Báltico, y pertenecen, probablemente, al género *Dipogon* Fox, 1897, cuyos hábitos son consecuentes con el hecho de haber quedado atrapados en resina. No obstante, algunos autores no apoyan esta teoría y adscriben dichos registros fósiles al género *Epipompilus* Kohl, 1884.

Biología

Las hembras de los pompílidos, de mayor tamaño y más fuertes, son las encargadas de capturar al huésped donde se desarrollará su progenie, mientras que los machos se emplean en buscar activamente a las hembras o en deambular por las flores en las horas más calurosas del día. Para localizar a su presa, la hembra se mueve rápidamente por el suelo alternando pequeñas carreras con saltos y vuelos cortos, haciendo vibrar constantemente sus antenas como aparato de exploración. Una vez localizada su presa, la estrategia de la avispa depende de su habilidad y rapidez para apresar a la araña con sus mandíbulas, generalmente en la base de la coxa de una de sus patas traseras. Tan pronto la araña reaccione, se agitará y revolverá tratando de deshacerse de su adversario mediante envites de sus quelíceros, momento en que la avispa aprovechará para replegar su abdomen, cuya estructura le confiere una considerable flexibilidad, hacia la zona ventral de la araña, ahora vulnerable, y de esta forma la avispa se torna virtualmente invencible, pudiendo aguijonear a su presa fácilmente buscando sus centros motores para inmovilizarla y anestesiarla. Estas conclusiones se han extraído de los efectos de la picadura y de las posiciones en que es insertado el aguijón en el cuerpo de sus víctimas. En la mayoría de los casos, estos combates aparentemente dilatados, se resuelven casi instantáneamente. Una vez que la araña ha sido vencida, se presentan una serie de estrategias alternativas que pueden explicarse en términos evolutivos. La más sencilla consiste en una ovoposición *in situ*, sobre la araña, siendo ésta posteriormente abandonada para ser consumida por la larva que nacerá poco tiempo después. Esta estrategia caracteriza a diversos géneros como *Aporus* Spinola, 1808, *Homonotus* Dahlbom, 1843 o *Anoplochares* Banks, 1939. Recientemente se ha comprobado que, en regiones tropicales, esta es una estrategia mucho más frecuente de lo que se suponía.

Sin embargo, la mayor parte de las especies paleárticas se ajustan a alguno de los patrones que implican un transporte posterior de la presa. La forma de realizar este transporte varía en función del género y de la especie de que se trate. Por ejemplo, *Pompilus cinereus* (Fabricius, 1775), generalmente corre hacia delante manteniendo la presa entre sus mandíbulas, mientras que la mayoría de los Pompilidae lo hacen hacia atrás, arrastrando a su presa a la vez que buscan un sitio adecuado para enterrarla, ya que parece que la ubicación de la madriguera no está predeterminada. El transporte de la presa no se realiza de un modo continuo, sino que, periódicamente, el pompílido la deposita para reconocer un tramo del terreno mediante cortos vuelos o andando sobre éste, posteriormente regresa al punto donde la abandonó y la arrastra otro tramo (figs. 1 y 2). *Auplopus* Spinola, 1841 presenta un comportamiento singular; amputa las patas de sus presas antes de transportarlas para facilitar esta tarea y *Episyron* Schioedte, 1837 es más proclive a realizar cortos vuelos con su presa a cuestas en lugar de arrastrarla.

El transporte puede realizarse hasta un lugar temporal oculto o bien hasta una madriguera o cavidad predeterminados, que pueden ser: una celda sencilla, una grieta u oquedad (*Anoplochares* y *Agenioideus* Ashmead, 1902) o incluso receptáculos de tierra semejantes a vasijas construidos *ad hoc* y unidos a paredes o piedras (*Auplopus*). Sin embargo, la mayoría excavan túneles en suelos arenosos, fácilmente desmenuzables, que terminan en una celda o cámara sencilla. En su actividad zapadora, los pompílidos emplean sus potentes mandíbulas como herramienta para romper el sustrato. Sin embargo, para sacar los restos y limpiar el túnel construido, utilizan un rastrillo de espinas situado en el tarso anterior.

Una vez que la presa ha sido emparedada, se sella la entrada rellenando el túnel, para lo cual, la hembra utiliza el extremo de su abdomen a modo de compactador vibrátil.
Finalmente, la superficie del terreno suele ser nivelada para completar el proceso antes de abandonar para siempre el lugar, terminando en este punto la responsabilidad de la madre en el ciclo biológico de la descendencia.

Frecuentemente, la ubicación de la madriguera no está predeterminada y el lugar elegido en excavación de las sucesivas

Fig. 2. Pompílido arrastrando a su presa (*Pirata tenuitarsis* Simon, 1876).

madrigueras no parece guardar ningún tipo de relación con la localización de las anteriores.

Los pompílidos capturan una sola presa para aprovisionar a cada larva, la cual es anestesiada en mayor o menor grado y, viva, es encerrada en el nido donde será consumida por la larva. Las avispas arañeras de la familia Sphecidae, por contra, aprovisionan a cada larva con múltiples presas que llevan en vuelo al nido (fig 3), al contrario que los pompílidos, que generalmente las arrastran. A este respecto conviene hacer una salvedad: como se ha comentado anteriormente, el género *Episyron* suele realizar vuelos cortos para transportar la presa, y, por otra parte, el género *Miscophus* Jurine, 1807, perteneciente a la familia Sphecidae, puede en ocasiones arrastrar a sus presas en lugar de transportarlas en vuelo.

Hay por lo tanto una clara disimilitud, en términos cuantitativos, entre las necesidades de los pompílidos y las de sus competidores esfécidos, desproporción que podría explicar, al menos en parte, el limitado espectro de predación de los primeros.

Tanto los inmaduros como las arañas adultas, son presas potenciales. La trascendencia de este hecho reside en que los pompílidos disponen de un amplio rango de presas en relación con el tamaño, y, en consecuencia, pueden producir una progenie de tamaño directamente relacionado con el de las presas. A este respecto, algunos autores señalan la posibilidad de que los huevos fertilizados sean depositados en las mayores presas, mientras que los estériles lo sean en las de menor tamaño, produciendo así una progenie femenina de mayor tamaño que la masculina, hecho compatible con el patrón general —machos de estructura más delgada y de menor tamaño que las hembras.

El veneno paralizante de los pompílidos puede ejercer un efecto más o menos intenso sobre la presa. En el caso de *Pompilus cinereus*, la araña puede recobrar parte de su movilidad así como su capacidad de hilar. De hecho, segrega seda de forma continua mientras recorre lentamente su "celda". Paradójicamente, de esta forma va compactando y asegurando las paredes de la cámara que la recluye. Tres días más tarde, nace la larva, e inmediatamente perfora con sus potentes mandíbulas el integumento del huésped comenzando a devorar el interior. Conforme la larva va creciendo, su huésped se va debilitando progresivamente hasta que finalmente muere, siendo consumido casi completamente por la larva.

La larva se ajusta al patrón morfológico clásico de los *Aculeata*: ápoda y mandibulada, con cabeza hipognata muy reducida y frecuentemente hundida en el protórax, con el segundo par de espiráculos torácicos muy reducidos, carácter éste que comparte con otras familias de himenópteros apócritos como Mutillidae y Tiphiidae.

La pupación se produce en el interior de la cámara, dentro de un capullo sedoso de consistencia apergaminada y color marrón. La pupa se caracteriza por la abundancia de protuberancias carnosas que presumiblemente tienen una función de anclaje en el interior del capullo.

La mayoría de las especies pasan el invierno como larva de estadios finales. Sin embargo, *Anoplius viaticus* (Linnaeus, 1758) lo pasa como adulto (hembra). Algunas especies presentan una única generación anual; no obstante, la mayor parte son multivoltinas, siendo prácticamente imposible especificar el número de generaciones anuales dado que frecuentemente se solapan unas con otras.

Los machos, generalmente el sexo de menor tamaño, suelen emerger antes que las hembras, a las que buscan activamente. La cópula, cuando se produce, dura unos pocos segundos, pasando los espermatozoides a la espermateca de la hembra, donde son almacenados y permanecen disponibles durante un periodo de tiempo variable.

Estudios recientes indican que existe un completo espectro de estrategias de apareamiento dentro de este grupo, pese a ser un aspecto de su biología poco estudiado por el momento. Se ha especulado sobre la posibilidad de que la glándula exocrina abdominal puede jugar un papel en el reconocimiento de las especies durante la actividad reproductiva, pero esta información sólo será posible confirmarla a través de estudios mas precisos sobre la biología de las distintas especies.

Cleptoparasitismo *stricto sensu*

Al contrario que la mayoría de los géneros de la familia Pompilidae, que predan directamente sobre las arañas, *Evagetes* Lapeletier, 1845 y *Ceropales* Latreille, 1796, presentan un comportamiento singular, pudiendo ser calificados como cleptoparásitos de otros pompílidos.

Evagetes localiza los nidos de otros pompílidos, empleando para ello la gran sensibilidad de sus características antenas engrosadas. Las hembras de este género poseen una especie de peine o rastrillo en el tarso anterior, diferente al del resto de los pompílidos, con el cual excavan en la tierra hasta localizar la celda del pompílido huésped. Una vez descubierta, buscan y devoran el huevo de éste, y lo sustituyen por uno propio. Finalmente sellan nuevamente la cámara y la abandonan.

Ceropales pertenece a un grupo muy particular dentro de los pompílidos, que opera de un modo muy distinto. La hembra de este género intercepta a la hembra de otro género en el momento justo en que transporta a su huésped al nido y, sea o no en presencia de ella, ovoposita la presa abandonando la escena después y permitiendo al captor original culminar el proceso. Sin embargo, la larva del *Ceropales* nacerá antes e inmediatamente buscará el huevo de su competidor para consumirlo y de esta forma, tomar total posesión del huésped.

Se ha especulado sobre la posibilidad de que el hábito cleptoparásito que presentan determinadas especies, provenga de alguna manera de una línea evolutiva intraespecífica. Sin embargo, géneros cuyos patrones de comportamiento se ajustan a estos hábitos, tales como *Ceropales* y *Evagetes*, no proceden directamente de ninguna especie o género existente no cleptoparásito.

Fig. 3. Contenido de un nido de esfécido. En su interior aparecieron 21 arañas de, al menos, seis especies diferentes.

Parece más probable que *Ceropales* haya evolucionado de un grupo originario ya especializado como ectoparasitoide que desarrolló un comportamiento preferente hacia las presas de otros géneros. Asimismo, es más probable que el comportamiento de *Evagetes* haya evolucionado de un grupo especializado en localizar y atacar presas de hábitos subterráneos, gracias a las altamente desarrolladas capacidades sensoriales de sus antenas. El simple paso de discriminar entre las presas de otros pompílidos, ya paralizadas y enterradas, y sus presas originales, dio origen a la exitosa línea evolutiva del género. El hecho de que conserven la capacidad de paralizar a sus presas, pese a no serles necesaria, apoya esta hipótesis.

Enemigos

Son pocas las referencias en la literatura a los enemigos naturales de los pompílidos, al margen obviamente de los enemigos generales de artrópodos e insectos. Dentro de la entomofauna, expertos predadores como los Cicindelidae (Coleoptera) y Asilidae (Diptera) figuran como captores ocasionales de pompílidos adultos. Y si la literatura no es pródiga en este tema, lo es aún menos en referencias a comportamientos parasitoides sobre este grupo, siendo las especies que anidan en receptáculos o cámaras aisladas, no subterráneas, tales como las pertenecientes a los géneros *Auplopus* y *Dipogon*, las más afectadas por este tipo de comportamiento.

Las hormigas son frecuentemente una molestia para las hembras que tratan de construir su nido, si bien no suponen una amenaza seria. Además, dípteros parásitos-carroñeros, tales como los Sarcophagidae, se pueden observar frecuentemente vigilando y acechando a las hembras que transportan a su presa. Bombyliidae (Diptera), Ichneumonidae y Chysididae (Hymenoptera) se encuentran también entre los potenciales enemigos de los pompílidos, así como los calcídidos, que como parásitos de larvas de Aculeata, muy probablemente parasiten sobre este grupo, sin que por el momento existan referencias fieles y concretas de este hecho.

Un aspecto curioso de la biología de los pompílidos es su rivalidad inter e intraespecífica, erigiéndose como uno de sus principales competidores (y por tanto, enemigos). Durante el transporte de la presa, la mayor parte de las especies depositan a la araña temporalmente, bien para reconocer o explorar el terreno, o para comenzar la excavación de su nido. La presa puede depositarse sobre una hoja, una brizna de hierba, puede ser enterrada superficialmente o simplemente escondida; en cualquier caso, si otra hembra, coespecífica o no, localiza la presa paralizada, no dudará en hacerla suya.

Agradecimiento

Al Dr. Severiano Fernández Gayubo, Área de Zoología de la Facultad de Biología de la Universidad de Salamanca, por su ayuda en la con la taxonomía y nomenclatura de los himenópteros citados en este artículo.